昆虫学报 Acta Entomologica Sinica，April 2006，49(2)：333 – 341 ISSN 0454-6296

寄主植物-甜菜夜蛾-寄生蜂三级营养关系的研究进展

高 艳，罗礼智*

（中国农业科学院植物保护研究所，植物病虫害生物学国家重点实验室，北京 100094）

摘要：综述了近年来甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*（Hübner）、寄主植物和寄生蜂互作关系方面的研究进展。介绍了甜菜夜蛾取食诱导的植物抗虫性产生的原因和机制；阐述了诱导植物产生抗性的甜菜夜蛾激发子 volicitin 的合成途径和功能，以及虫害诱导的植物挥发物和蛋白酶抑制剂对甜菜夜蛾及其寄生蜂的生态学功能；展望了植物诱导抗虫性在甜菜夜蛾的生物防治和新型抗虫品种开发等领域的应用前景。

关键词：甜菜夜蛾；寄主植物；寄生蜂；三级营养关系；植物抗虫性；生物防治

中图分类号：Q965 文献标识码：A 文章编号：0454-6296(2006)02-0333-09

Research progress in tritrophic interactions among host plants, the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and its parasitoids

GAO Yan, LUO Li-Zhi* (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: The interactions of host plants, the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner), and its natural enemies was summarized. The mechanism and inducement of plant inducible resistance induced by the beet armyworm were introduced. The author clarified the synthesis and function of volicitin that elicits herbivore-induced plant volatiles, and the characteristics and ecological function of herbivore-inducible plant volatiles and wound-induced defense proteins in regulating the interactions of host plants, the beet armyworm, and its parasitoid natural enemies. The roles of plant inducible resistance in biological control of the beet armyworm and the research exploring new resistant varieties of crops in future were also discussed.

Key words: *Spodoptera exigua*; host plant; parasitoid wasps; tritrophic interactions; plant resistance to insects; bio-control

植物、植食性昆虫和昆虫天敌在自然界中通过食物链(网)的关系相互依存，协同进化。植物在受到植食性昆虫的胁迫作用后，体内的化学成分等产生一系列的变化，形成一定的耐害和抗虫机制：诱导产生的挥发性次生化合物对昆虫天敌具有引诱作用，形成了植物对植食性昆虫的间接防御(Berenbaum，1990；严善春等，2003)；诱导产生的非挥发性化合物的变化包括体内营养物质的减少及次生代谢物质的增加，能够直接、快速地防御植食性昆虫的危害。近年来植物-植食性昆虫-天敌的互作关系研究已经受到越来越多的重视(Johnson *et al*.，1989；Turlings *et al*.，1990，1995，1999；De Moraes *et al*.，1998；Parè and Tumlinson，1998；Thaler，1999；Kessler and Baldwin，2001；Heil，2004；桂连友等，2004)。甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*（Hübner）及其寄主植物与天敌三者关系的研究是目前该领域内研究较广泛、进展较突出的主要对象之一。甜菜夜蛾是一种重要的经济作物害虫，寄主范围广，危害严重，已对常规杀虫剂和部分生物杀虫剂产生抗性，防治困难(江幸福等，1999；罗礼智等，2000；刘永杰等，2004)。而甜菜夜蛾的寄生性和捕食性天敌资源丰富，目前国内外已记录的寄生蜂 99 种，我国已发现 33 种，其中幼

基金项目：国家科技基础条件平台工作重点专项(2003DIA6N004)；国家"十五"攻关项目(2001DA509B0601)

作者简介：高艳，女，1978 年 4 月生，河南人，博士研究生，主要从事害虫三级营养关系研究，E-mail：gaoyan78@xinhuanet.com

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：lzluo@ippcaas.cn

收稿日期 Received：2005-05-23；接受日期 Accepted：2005-10-11

虫的寄生蜂种类较多(何俊华等,2002)。如甜菜夜蛾镶颚姬蜂 *Hyposoter exiguae* (Viereck)、缘腹绒茧蜂 *Cotesia marginiventris* 和侧沟茧蜂 *Microplitis* sp.是幼虫的内寄生蜂,对甜菜夜蛾幼虫的寄生率最高可达95.7%,大部分寄生和因寄生而导致的死亡发生在幼虫低龄阶段,尤其是2~3龄幼虫期;在未经杀虫剂处理区,寄生性、捕食性天敌和病原菌造成的甜菜夜蛾死亡率在99%以上,能够有效地抑制甜菜夜蛾的发生(Soteres *et al*.,1984;Ruberson *et al*.,1994;冯骏等,2000)。系统研究甜菜夜蛾与其寄主植物和天敌的互作关系,开发新型有效的防治途径已成为近年来的研究热点,而我国相关的报道还很少。本文就近年来寄主植物、甜菜夜蛾及其寄生蜂三级营养关系的研究中所取得的主要进展进行概述。

1 甜菜夜蛾诱导的植物挥发物

植物受到损伤时向空气中释放的小分子化合物,称为创伤诱导型挥发物(wound-inducible volatiles)。植物创伤诱导型挥发物种类很多,有些是特异性的,只存在于某些植物中;有些是一般性的,广泛存在于各种植物中。植物一旦受到侵害,便会合成这些化合物,并通过叶片的气孔释放出去(Parè and Tumlinson,1997,1998;Röse *et al*.,1998)。与机械损伤不同的是,昆虫取食危害造成的创伤诱导型挥发物具有招引寄生性天敌的功能,又称为虫害诱导的植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs)(Turlings *et al*.,1993b;De Moraes *et al*., 1998;Kessler and Baldwin, 2001)。

1.1 虫害诱导的植物挥发物的昆虫激发子(**volicitin**)

昆虫取食对寄主植物的影响包括两个方面,即取食造成的机械损伤和口腔分泌物的化学刺激,这两种作用既相互独立又相互关联。机械损伤仅可以部分地模仿昆虫的取食,与昆虫的连续取食不同,其损伤是一次性的,通常被作为昆虫取食草本植物反应系统的对照。用昆虫的口腔分泌物处理机械损伤植物,可以启动植物防御性反应,减轻植食性昆虫的进一步危害。如甜菜夜蛾取食玉米 *Zea mays*、烟草 *Nicotiana tabacun* 和棉花 *Gossypium hirsutum* 都能诱导挥发物的大量释放,从而吸引甜菜夜蛾的寄生蜂。这是因为甜菜夜蛾取食寄主植物时,分泌了激发植物产生特异挥发性化合物的活性成分 volicitin (Turlings *et al*., 1990, 1993b, 1998;Alborn *et al*., 1997;De Moraes *et al*., 1998)。Turlings 和 Tumlinson (1992)将未受过虫害的玉米植株的茎部浸在甜菜夜蛾幼虫口腔分泌物的稀释液中,其叶片也会释放引诱寄生蜂的萜类物质。

volicitin 是一种脂肪酸氨基酸共轭物(fatty acid-amino acid conjugate,FAC),*N*-(17-羟基亚麻酰基)-*L*-谷氨酰胺[*N*-(17-hydroxylinolenoyl)-*L*-glutamine],最初由 Alborn 等(1997)从甜菜夜蛾的口腔分泌物中分离得到,它可以诱导玉米释放与甜菜夜蛾危害相似的植物挥发物。Alborn 等(1997)用17-羟基-亚麻酸和 *L*-谷氨酰胺人工合成了与天然分离物具有相同生物活性的 volicitin,分别用人工合成的和从口腔分泌物中分离的 volicitin 处理玉米苗,玉米释放的萜烯和吲哚等化合物与甜菜夜蛾直接取食诱导的挥发物成分相同,因此 volicitin 又被称为虫害诱导的植物挥发物的昆虫激发子(Alborn *et al*., 1997;Parè and Tumlinson, 1998;Turlings *et al*., 2000)。

已知具有活性的激发子都是从鳞翅目昆虫的口腔分泌物中分离得到的,其在昆虫体内的合成过程还不清楚。甜菜夜蛾取食人工饲料、玉米和棉花,口腔分泌物中都能分离到具有生物活性的 volicitin;从取食人工饲料的甜菜夜蛾幼虫口腔中抽取的分泌物活性与取食植物的幼虫口腔中的分泌物活性相同(Alborn *et al*.,1997),说明其活性与昆虫取食的食物种类无关。合成 volicitin 的脂肪酸部分可能来源于从食物中获得的亚麻酸,这些脂肪酸在中肠共生菌的作用下转变为酰氨酸;*L*-谷氨酰胺来自甜菜夜蛾的血淋巴,由血淋巴转移到中肠。在适宜的条件下,脂肪酸和 *L*-谷氨酰胺在甜菜夜蛾中肠共生菌作用下结合生成 volicitin(Turlings *et al*., 1998,2000;Spiteller *et al*.,2000)。但是有不同的观点认为,仅共生细菌的作用并不能满足 volicitin 快速合成、积累,并认为是由昆虫中肠内的一种膜蛋白作用的结果(Lait *et al*., 2003)。

进一步的研究证实,volicitin 在调节植物、昆虫及其天敌相互作用的一系列生化反应及化学信号传递中起关键作用,在植食性昆虫损伤植物的过程中,昆虫激发子的分子参与了植物体内的十八烷基酸信号途径(Meyer *et al*.,1984)。当甜菜夜蛾嚼食玉米时,玉米体内的信号分子茉莉酸衍生物被 volicitin 激活,使玉米释放引诱寄生蜂的萜类分子(Alborn *et al*., 1997)。Truitt 等(2004)研究发现,volicitin 可以与玉米浆膜蛋白结合,激发植物挥发性化合物的释放,而茉莉酸诱导和昆虫危害可以提高 volicitin 和植

物浆膜蛋白的结合能力。volicitin 处理可以诱导植物释放与虫害相似的挥发性物质，但其释放量与昆虫直接危害有极显著差异，说明昆虫口腔分泌物中除 volicitin 外还有其他重要的激发子。昆虫唾液的成分非常复杂，其中可能还存在一些能够抑制某些植物挥发物合成的成分（Schmelz *et al*.，2003）。目前具有生物活性的脂肪酸氨基酸共轭物只在鳞翅目幼虫中发现，这些分子在植食性昆虫的生命代谢或其他生命过程中的作用尚未知，volicitin 在植食性昆虫体内可能具有激素或消化作用，然而要搞清它的分泌机理还需要做更多的工作（Parè and Tumlinson，1999；Pohnert *et al*.，1999；Spiteller and Boland，2003）。

1.2　虫害诱导的植物挥发物的主要成分

用昆虫的口腔分泌物处理机械损伤植物时，植物防御反应系统被启动，诱导挥发性化合物释放，目前已确定有 10 多种植物和植食性昆虫联合作用释放出的挥发性化合物可以招引寄生性天敌（Farmer and Ryan，1990；Turlings *et al*.，1990；Bohlmann *et al*.，1998；Orozco-Cardenas and Ryan，1999；Landolt *et al*.，1999；Schmelz *et al*.，2001，2003）。甜菜夜蛾取食危害棉花和玉米后诱导产生的挥发物主要为：萜烯类（terpenoids）、脂肪酸衍生物（fatty acid derivatives）、芳香族化合物（aromatic compounds）。甜菜夜蛾危害不同植物后释放的挥发性化合物是有差别的，棉花受害后释放的挥发物种类比玉米的多，但是玉米受害后释放的 α-香柠檬烯和橙花叔醇是棉花所没有的；甜菜夜蛾危害野生棉诱导的植物挥发物种类比栽培品种要多（Loughrin *et al*.，1995a，1995b；Takabayashi *et al*.，1995）。虫害诱导的植物挥发物的成分与单纯的机械损伤不同，主要以萜烯类和吲哚为主，组成相也有改变，增强了对天敌的引诱作用，且损伤后可以持续释放相当长的时间（Vet and Dicke，1992）。因此推断，甜菜夜蛾诱导的植物挥发性化合物的种类和成分与植物本身的遗传特性有关。

1.3　虫害诱导的植物挥发物的释放节律

植物对虫害的反应是整体性的，创伤诱导挥发物的释放是系统性的（Dicke *et al*.，1990；Turlings and Tumlinson，1992；Röse *et al*.，1996）。植物受到昆虫侵害后，不仅其受伤部位产生挥发物，没有被侵害的叶片也产生这样的物质。同一棉株上甜菜夜蛾危害的叶片和完整叶片释放的挥发物成分相同（Parè and Tumlinson，1998）。

虫害诱导的植物挥发物的释放具有一定的时间规律，这与植食性昆虫和寄生性天敌的习性密切相关，也与植物本身的防御机制相关。被甜菜夜蛾取食的棉花幼苗挥发大量的链状萜烯，其峰值出现在午后，正好与寄生性昆虫活动的时间相吻合。环状单萜在昆虫取食后立即释放，移走昆虫后释放立即停止，且没有明显的日变化（Loughrin *et al*.，1994）。连续三个光周期内收集被甜菜夜蛾侵害的棉叶所释放的挥发性物质，进行化学分析后发现：损伤的早期主要释放大量的脂肪氧合酶衍生的挥发性化合物，如：(*Z*)-3-己醛，(*Z*)-3-己烯基乙酸和萜类碳氢化合物（如 α-蒎烯、香叶烯、石竹烯）；随着危害的继续，早期阶段释放得很少的其他一些萜类物质开始增多，逐渐从早期的闭环和开环式萜类占优势转变成另一些萜类为主要成分。玉米被甜菜夜蛾幼虫取食危害开始 16 h 后收集的挥发性物质中才含有大量的诱导产生的吲哚、萜烯和倍半萜，危害开始后 2 h 在植物上空收集到的挥发性物质中只含有绿叶气味物质。其他的实验结果也说明，许多植物在受害的第 2 天释放的挥发性物质，比刚受害时释放的挥发性物质对害虫天敌有更加强烈的引诱作用（Turlings *et al*.，1991a，1998）。由此可见，植物对植食性害虫的侵害作出应答需要一段时间，即存在滞后性。Loughrin 等（1995b）还发现甜菜夜蛾的取食危害，诱导棉花在释放新的气味时表现出明显的昼夜节律。

1.4　与虫害诱导的植物挥发物相关的信号传导途径

较为广泛报道的植物抗性信号分子是茉莉酸（Farmer，1994）。有研究表明，外源茉莉酸及其衍生物可以诱导植物防御物质的产生及相关调控基因的表达；用茉莉酸和茉莉酸合成抑制剂同时处理植物时，外源茉莉酸不能诱导植物产生防御物质。在受到害虫危害时，植物体内的茉莉酸及其衍生物的含量显著增加，这些物质激活了植物体内相应的防御基因，植物产生蛋白酶抑制素、次生化合物和 HIPVs 等（Farmer *et al*.，1992，1998；Mueller，1997；Thaler *et al*.，1996，2002；Ryan and Pearce，1998；Walling，2000；Rodrigiez *et al*.，2001）。Alborn 等（1997）证实昆虫激发子参与了植物体内的十八烷基酸途径。volicitin 处理植株可以使茉莉酸含量显著提高（Ryan and Pearce，1998；Schmelz *et al*.，2003）。当甜菜夜蛾取食玉米时，玉米体内的茉莉酸衍生物被 volicitin 激活，玉米释放引诱寄生蜂的萜类化合物。甜菜夜蛾取食以前，在番茄植株上喷洒茉莉酸可以使挥发物发生变化，从而吸引更多的寄生蜂（Thaler，1999）。

Schmelz 等(2003)的研究证明茉莉酸处理玉米幼苗产生的挥发物中倍半萜烯的量比 volicitin 处理的要高。此外,植物被昆虫取食时还会释放一种与茉莉酸相似的化合物——茉莉酮,茉莉酮是茉莉酸脱羧的一种副产物,是否有生理功能,还未见报道(Röse *et al*.,1996,1998;de Moraes *et al*., 1998)。乙烯是气态的植物激素,参与很多生理过程的调控,外源乙烯能诱导植物多种与抗病虫有关基因的表达(Ecker and Davis,1987)。甜菜夜蛾取食能诱导玉米释放乙烯,Schmelz 等(2003)研究证明甜菜夜蛾取食玉米诱导的乙烯释放量显著高于同等条件下机械损伤和 volicitin 处理时的释放量;昆虫取食过程中与取食诱导的乙烯交互作用可能增强昆虫激发子 volicitin 诱导的植物挥发性化合物的释放活性,用低剂量的乙烯气体协同茉莉酸和 volicitin 处理玉米诱导的倍半萜烯和吲哚的释放量显著高于仅用茉莉酸和 volicitin 处理的(Schmelz *et al*.,2003)。

2 虫害诱导的植物对甜菜夜蛾的作用

植物直接防御植食性昆虫的危害主要有两种途径,一是产生挥发性次生化合物,干扰植食性昆虫的寄主定位和产卵,抑制其他昆虫的进一步危害;二是产生非挥发性的次生化合物延缓植食性昆虫的生长发育或对其产生毒害作用,诱导产生的植物蛋白酶抑制剂是目前研究较多的一种(Dicke and van Loon, 2000;Thaler, 2002)。

2.1 植物挥发性化合物对甜菜夜蛾的影响

植物挥发性化合物在植食性昆虫的寄主选择中起着重要作用(Visser,1986)。昆虫对植物不同挥发性化合物的识别与昆虫的取食专化性、适应性和经历有关,虫害诱导的植物挥发物对植食性昆虫的作用可能是吸引、排斥或没有作用(Dicke and van Loon, 2000;Horiuchi *et al*., 2003;Gols *et al*., 2003;Heil, 2004)。

虫害诱导的植物挥发物既能对同种昆虫产生影响,亦能对异种植食性昆虫的行为产生影响。受害后的玉米叶片能排斥甜菜夜蛾的进一步危害(Turlings and Tumlinson, 1991b);玉米受到甜菜夜蛾的危害后释放的萜烯和吲哚等化合物对甜菜夜蛾的专性寄生蜂红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 具有极强的吸引作用(Turlings and Fritzsche, 1999);甜菜夜蛾危害马铃薯产生的气味对马铃薯甲虫有明显的引诱作用(Bolter *et al*.,1997)。棉贪夜蛾 *Spodoptera littoralis* 的口腔分泌物处理机械损伤的玉米能使粟缢管蚜 *Rhopalosiphum maidis* 产生逃避行为(Bernasconi *et al*., 1998)。

萜烯类是甜菜夜蛾取食寄主植物时诱导的挥发性化合物的主要成分,可以抑制植食性昆虫的进一步危害(Loughrin *et al*.,1995b 张瑛和严福顺,1998;Schmelz *et al*., 2001, 2003)。如柠檬烯、蒎烯、香叶烯等许多成分能直接作用于植食性昆虫,对有些昆虫可以起忌避或抗生作用。法尼烯有保幼激素活性,能影响昆虫的生长发育。萜类化合物还可作为同种或异种植食性昆虫的指示信号,诱导植食性昆虫产生逃避或趋向行为(娄永根,1999)。被甜菜夜蛾取食的棉花幼苗挥发大量的链状萜烯,可以吸引它的寄生性天敌。经棉田甜菜夜蛾口腔分泌物处理后的玉米,会产生(*E*)-法尼烯,它是粟缢管蚜报警信息素的主要组分,可以引起粟缢管蚜的逃避行为(Bernasconi *et al*., 1998)。

植物体内的很多脂肪酸衍生物具有信号功能,与植物的创伤和防御有关。已有的研究证明,单纯机械损伤植物所释放的挥发物主要成分为脂肪酸衍生物,但他们的释放时间很短(Röse *et al*., 1996;Parè and Tumlinson, 1998;Schmelz *et al*., 2003)。昆虫取食植物时,植物所释放的挥发性脂肪酸衍生物主要为 C6 的不饱和脂肪醛、醇及其酯类等,又被称为绿叶性气味物质,棉花受到甜菜夜蛾危害的初期释放的绿叶性物质只能引诱植食性昆虫的广谱寄生蜂,对专性寄生蜂没有作用(Parè and Tumlinson, 1998;Steinberg *et al*., 1993)。

吲哚是植物受到昆虫攻击后释放的唯一由色氨酸途径产生的挥发性物质,是色氨酸合成的次末级中间产物。棉花和玉米被甜菜夜蛾取食或用其口腔分泌物处理离体植株幼苗时,植物合成并释放了吲哚,而机械损伤却不能引发吲哚的释放(Parè and Tumlinson, 1998;Turlings *et al*., 1991a, 1993a, 1999)。

植食性昆虫对虫害诱导的植物挥发物的不同行为反应,可能与植食性昆虫间生物学特性的差异有关。如是否该虫的聚集为害能降低植物的防御能力、是否该虫能有效地防御被植物挥发物所引诱的天敌等(Bolter *et al*., 1997)。这种由挥发物传递的植食性昆虫种内和种间的间接相互作用,将影响到整个群落结构中植食性昆虫的组成。

2.2 植物非挥发性次生化合物蛋白酶抑制剂对甜菜夜蛾的作用

植物受到植食性昆虫危害后,植物的营养物质

减少，对害虫有毒、抗营养和抗消化的物质增加。这些变化直接影响植食性昆虫的寄主适合性，从而调控昆虫的发育速率、个体大小、质量和种群密度。取食抗性玉米的草地夜蛾 *Spodoptera frugiptera*，个体变小，生长速率变慢（Clancy and Price，1987；Isenhour，1989）。植物受到损伤后诱导植物蛋白酶抑制剂在损伤部位大量表达，虫害诱导的信号通道物质使植物对损伤的信号扩大，并在短时间内产生最大的防御反应（Ryan，1990）。植物蛋白酶抑制剂能与昆虫消化道内的蛋白消化酶形成复合物，阻断或削弱蛋白酶对食物中蛋白质的水解，使昆虫厌食或消化不良而致死（Broadway and Duffey，1986；Orr *et al*.，1994）。昆虫的取食可激活寄主植物产生植物蛋白酶抑制剂的信号通道，但昆虫有可能通过影响或利用植物的信号传递途径来适应植物的诱导防御（李欣和刘树生，2002）。

根据蛋白酶抑制剂所抑制的蛋白酶类型可将其划分为 4 种，即丝氨酸蛋白酶抑制剂、巯基蛋白酶抑制剂、酸性蛋白酶抑制剂、金属蛋白酶抑制剂（Ryan，1990）。一些研究表明，只有诱导型的植物蛋白酶抑制剂才可能具有抗虫作用（Terra and Ferreira，1994）。多数鳞翅目昆虫幼虫肠道内的蛋白消化酶主要是丝氨酸蛋白酶，因此丝氨酸蛋白酶抑制剂对鳞翅目昆虫生长发育有较显著的抑制作用，也是目前研究比较多的。Jongsma 等（1996）用 SDS-PAGE 的方法分离纯化了甜菜夜蛾中肠内含物中的蛋白酶，其中有 5 种丝氨酸蛋白酶，1 种对巯基蛋白酶抑制剂敏感的蛋白酶（Jongsma *et al*.，1996）。

胰蛋白酶和胰凝乳蛋白酶抑制剂对甜菜夜蛾幼虫的生长发育有抑制作用（Terra and Ferreira，1994；Zhao *et al*.，1996）。大豆胰蛋白酶抑制剂（soybean trypsin inhibitor，STI），以及马铃薯蛋白酶抑制剂（potato inhibitor Ⅱ，PI-2）以 0.18 g/L 和 0.08 g/L 的浓度就能抑制甜菜夜蛾幼虫肠道的绝大部分胰蛋白酶活性。人工饲料（含 1.2% 酪蛋白）中 STI 和 PI-2 的含量达到食物总蛋白含量的 10% 时，甜菜夜蛾幼虫的取食量明显下降，营养不良，虫体变轻，幼虫生长期延长（Broadway and Duffey，1986）。Ortego 等（2001）用转基因 LOX-H3 番茄（酯氧合酶缺失，损伤后诱导产生的蛋白酶抑制剂含量比正常植株大量减少）叶片饲养甜菜夜蛾幼虫，与正常叶片饲养的相比，幼虫体重增加了 52% ~ 63%，成虫产卵量增加了 73%。

但是甜菜夜蛾极易对寄主植物中的单一的丝氨酸蛋白酶抑制剂产生适应性。甜菜夜蛾取食含有蛋白酶抑制剂Ⅱ的烟草叶片后，尽管蛋白酶抑制剂同中肠蛋白酶已经紧密结合，但幼虫生长并未受到抑制，因为甜菜夜蛾分泌了大量对某些蛋白酶抑制剂不敏感的蛋白酶而避免了消化能力的降低（Johnson *et al*.，1989；Orr *et al*，. 1994）。甜菜夜蛾幼虫取食高度表达蛋白酶抑制剂基因的烟草后，中肠只有 18% 的蛋白酶活力被抑制，取食低蛋白酶抑制剂表达的非转基因烟草后，78% 的蛋白酶活力被抑制（Jongsma and Bolter，1997）。将具有木瓜蛋白酶抑制活力和胰蛋白酶抑制活力的 SMC-T3、SMC-T23 和重组的 SMC（r-SMC）等丝氨酸蛋白酶抑制剂混入食物喂养甜菜夜蛾，10 天后，甜菜夜蛾的生长受到显著抑制，其中用含 SMC-T3 的饲料喂养的甜菜夜蛾最轻（32 mg），然而仅用从苦葫芦种子提取的丝氨酸蛋白酶抑制剂 BGIT 饲养，对甜菜夜蛾生长影响很小（Broadway and Duffey，1986）。说明带有两个植物半胱氨酸蛋白酶抑制剂区和一个丝氨酸蛋白酶抑制剂区的 SMC-T3 能有效地抑制甜菜夜蛾的生长，将其基因转入植株会有很好的抗虫性。

植物蛋白酶抑制剂的损伤诱导对植物来说是一种非常经济有效的防御方式，它避免了在非胁迫条件下对资源的浪费，使植物在正常生长条件下将有限的资源有效地投入到营养及生殖生长上。利用植物蛋白酶抑制剂的诱导表达特性，我们可以将植物蛋白酶抑制剂与具有损伤诱导特性的启动子结合转入植物中，使植物蛋白酶抑制剂只在受虫害损伤时大量表达，这样既避免了对资源的浪费又与抗虫性结合起来，可起到事半功倍的效果。

3 植物诱导抗性对寄生蜂的影响

茉莉酸处理的番茄对寄生蜂的生长发育也有间接的影响，以取食茉莉酸处理叶片的同龄期甜菜夜蛾为寄主的甜菜夜蛾镶颚姬蜂从卵到蛹的发育时间延长、蛹重减轻，但是从蛹到成虫的发育时间、蜂的成活率没有变化（Thaler，1999）。有关茉莉酸诱导的植株可以提高寄生蜂的寄生率存在两种假设：一种假设认为取食诱导植株的甜菜夜蛾免疫力降低，增加了它们被寄生蜂攻击的弱点，使寄生率提高；另一种假设认为取食诱导植株的幼虫生长率降低，使其适宜寄生的时间延长，提高了寄生性天敌的寄生率（低生长-高死亡率假说）（Clancy and Price，1987；Benrey and Denno，1997）。Thaler（1999）的实验否定了这两种假设，取食诱导植株的甜菜夜蛾幼虫适于

被寄生的时间比对照延长了,但不同质量的幼虫寄生率差别较大;同龄期不同体重的甜菜夜蛾幼虫,取食诱导植株时的寄生死亡率低,而同体重不同龄期的幼虫寄生死亡率处理高于对照;在笼罩隔离条件下,将同样多的甜菜夜蛾初龄幼虫和镶颚姬蜂雌蜂分别放置在茉莉酸处理植株上和对照植株上时,虽然茉莉酸处理植株上寄主幼虫发育较慢,有更多适合寄生的时间,但幼虫被寄生率没有差异。这些结果表明,甜菜夜蛾幼虫的寄生率与其暴露在适于寄生条件下的时间无关;用茉莉酸处理番茄提高了寄主幼虫的死亡率是因为诱导植株产生了对甜菜夜蛾镶颚姬蜂有引诱作用的挥发物,诱导寄生蜂前来搜索和寄生(Thaler *et al*., 1996;Thaler, 1999)。

4 结语和展望

甜菜夜蛾三级营养关系的研究不仅为阐明寄主、害虫以及天敌之间的协同进化关系提供了重要的科学依据,而且也为改善和利用天敌防治害虫开拓了新的途径。甜菜夜蛾口腔分泌物中 volicitin 的发现和外源诱导化合物的应用使人为模仿昆虫取食危害成为可能,可用于研究植物诱导防御反应产生的机制,发现具有生物防治意义的新基因。从而将具有天然驱虫作用,抑制幼虫取食和成虫产卵,引诱害虫天敌等物质的植物基因转入到目标作物中,让作物自身释放一些气味物质或产生特殊物质来干扰害虫的寄主定向,抑制幼虫的取食或成虫产卵的行为,或释放吸引大量天敌的气味物质来抵御害虫的危害。

天敌是影响甜菜夜蛾种群动态的重要因子,合理利用天敌在甜菜夜蛾的综合防治中有着重要的意义(Burris *et al*.,1994)。作物-害虫-天敌之间化学关系的揭示,有助于利用天敌对害虫的生物控制。在实验室、人工控制系统和自然条件下,植物通过释放引诱天敌的挥发性物质可以达到对相关害虫的有效控制,植物这种通过释放挥发物引诱天敌的间接化学防御可以在自然条件下操作和应用(Loughrin *et al*., 1995a;Turlings *et al*., 1998;Kessler and Baldwin, 2001)。传统的天敌防治中,捕食螨和寄生蜂释放后的分散是一个难以克服的问题,虫害诱导作物释放引诱天敌的挥发性物质的关系被揭示后,利用作物挥发性物质不仅能引诱田间的自然天敌聚集,而且人工释放天敌的分散问题也可能被解决。

植物蛋白酶抑制剂在植物抗虫中已显示出应用潜力。植物蛋白酶抑制剂对哺乳动物无毒性,其基因中富含胱氨酸和赖氨酸,有助于提高作物品质,是转基因作物的理想选择。但目前研究的植物蛋白酶抑制剂,只有大豆、马铃薯、番茄及豇豆蛋白酶抑制剂具有较强的抗虫作用。因此,还需要对植物蛋白酶抑制剂进行更广泛的研究,以发现更多抗虫性较强的蛋白酶抑制剂。由于甜菜夜蛾对单一蛋白酶抑制剂极易产生抗性,因此进一步研究其肠道蛋白酶的种类及分泌机理,以及摄入不同的蛋白酶抑制剂后可能分泌的肠道蛋白酶种类对有效利用资源、研制新的转基因抗虫植物具有重要的指导意义。

植物受害后产生引诱天敌的挥发性化合物,吸引植食性昆虫的天敌,抑制昆虫的为害;产生非挥发性物质直接防御昆虫取食。但是植物可利用的资源是有限的,为了更好的适应环境,植物的直接防御和间接防御是否也有主次和先后,植物在不同受害条件下产生的抗性反应是否有差别还有待研究。虫害诱导的植物挥发物对植食性昆虫成虫的影响研究还较少,植物能否影响成虫的行为对阻止昆虫的进一步危害有重要意义。植物可以根据早期受到的危害预测并产生抗性,抑制后代植食性昆虫的进一步危害,但植物诱导抗性的周期和昆虫发生世代的关系还不清楚。探明植物-植食性昆虫-天敌三者之间的关系,正确理解植物体内含有的特殊的次生物质、植物的营养状况、植物诱导抗性的产生及其对昆虫和天敌的作用机理将有助于我们探索并提出新的害虫防治策略。

致谢 承蒙中国科学院动物研究所王琛柱研究员、秦启联副研究员审阅初稿并提出宝贵修改意见。在此深表谢忱!

参考文献(References)

Alborn HT, Turling TCJ, Jones TH, Steinhagen G, Loughrin JH, Tumlinson JH, 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276:945-949.

Benrey B, Denno RF, 1997. The slow-growth-high-mortality, hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology*, 78:987-999.

Berenbaum MR, 1990. Evolution of specialization in insect umbellifer. *Ann. Rev. Entomol*., 35:319-343.

Bernasconi ML, Turlings TCJ, Ambrosetti L, Bassetti P, Dorn S, 1998. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repels the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol. Exp. Appl*., 87:133-142.

Bohlmann H, Vignutelli A, Hilpert B, Miersch O, Wasternack C, Apel K, 1998. Wounding and chemicals induce expression of the *Arabidopsis*

thaliana gene Thi2.1, encoding a fungal defense thionin, via the octadecanoid pathway. *FEBS Letter*, 437: 281 – 286.

Bolter CJ, Dicke M, van Loon JJA, Visser JH, Posthumus MA, 1997. Attraction of Colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination. *J. Chem. Ecol.*, 23 (4): 1 003 – 1 023.

Broadway RM, Duffey SS, 1986. Plant proteinase inhibitors: Mechanism of action and effect on the growth and digestive physiology of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *J. Insect Physiol.*, 32 (10): 827 – 833.

Burris E, Graves JB, Leonard BR, White CA, 1994. Beet armyworms (Lepidoptera: Noctuidae) in northeast Louisiana: Observations on an uncommon insect pest. *Fla. Entomol.*, 77: 454 – 459.

Clancy KM, Price PW, 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: Sublethal plant defences remain a paradox. *Ecology*, 68: 733 – 737.

de Moraes CM, Lewis WJ, Paré PW, Alborn HT, Tumlinson JH, 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570 – 573.

Dicke M, Sabelis MW, Takabayashi J, Bruin J, Posthumus MA, 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 16 (11): 3 091 – 3 118.

Dicke M, van Loon JJA, 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomol. Exp. Appl.*, 97: 237 – 249.

Ecker JR, Davis RW, 1987. Plant defense genes are regulated by ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 84: 5 202 – 5 206.

Farmer EE, 1994. Fatty acid signaling in plant and their associated microorganisms. *Plant Mol. Biol.*, 26: 1 423 – 1 437.

Farmer EE, Johnson RR, Ryan CA, 1992. Regulation of expression of proteinase inhibitor genes by methyl jasmonate and jasmonic acid. *Plant Physiol.*, 98: 995 – 1 002.

Farmer EE, Ryan CA, 1990. Interplant communication: Airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 7 713 – 7 716.

Farmer EE, Weber H, Vollenweider S, 1998. Fatty acid signaling in Arabidopsis. *Planta*, 206: 167 – 174.

Gols R, Roosjen M, Dijkman H, Dicke M, 2003. Induction of direct and indirect plant responses by jasmonic acid, low spider mite densities, or a combination of jasmonic acid treatment and spider mite infestation. *J. Chem. Ecol.*, 29: 2 651 – 2 666.

Gui LY, Liu SS, Chen ZM, 2004. Plant resistance to insects induced by application of exogenous jasmonic acid and methyl jasmonate. *Acta Entomol. Sin.*, 47(4): 507 – 514. [桂连友，刘树生，陈宗懋，2004. 外源茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导植物抗虫作用及其机理. 昆虫学报，47(4): 507 – 514]

He JH, Shi ZH, Liu YQ, 2002. List of hymenopterous parasitoids of *Spodoptera exigua* (Hübner) from China. *Journal of Zhejiang University* (*Agric. & Life Sci.*), 28 (5): 473 – 479. [何俊华，施祖华，刘银泉，2002. 中国甜菜夜蛾寄生蜂名录. 浙江大学学报（农业与生命科学版），28 (5): 473 – 479]

Heil M, 2004. Direct defense or ecological costs: Responses of herbivorous beetles to volatiles released by wild Lima bean (*Phaseolus lunatus*). *J. Chem. Ecol.*, 30(6): 1 289 – 1 295.

Horiuchi JI, Arimura GI, Ozawa R, Shimoda T, Dicke M, Takabayashi J, Nishioka T, 2003. Lima bean leaves exposed to herbivore-induced conspecific plant volatiles attract herbivores in addition to carnivores. *Appl. Entomol. Zool.*, 38: 365 – 368.

Isenhour DJ, 1989. Enhanced predation by *Orius insiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) on larvae of *Heliothis zea* and *Spodoptera frugiptera* (Lepidoptera: Noctuidae) caused by prey feeding on resistant corn genotypes. *Environ. Entomol.*, 18 (3): 418 – 422.

Jiang XF, Luo LZ, Hu Y, 1999. Influence of larval diets on development, fecundity and flight capacity of the beet armyworm *Spodoptera exigua*. *Acta Entomol. Sin.*, 42 (3): 270 – 276. [江幸福，罗礼智，胡毅，1999. 幼虫食物对甜菜夜蛾生长发育、繁殖及飞行的影响. 昆虫学报，42 (3): 270 – 276]

Johnson R, Narvaez J, Ryan CA, 1989. Expression of proteinase inhibitors Ⅰ and Ⅱ in transgenic tobacco plants: Effects on natural defense against *Manduca sexta* larvae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86: 9 871 – 9 875.

Jongsma MA, Bolter C, 1997. The adaptation of insects to plant proteinase inhibitors. *J. Insect Physiol.*, 43: 885 – 895.

Jongsma MA, Petrrs J, Stiekema WJ, Bosch D, 1996. Characterization and partial purification of gut proteinases of *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 26: 185 – 193.

Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2 141 – 2 144.

Lait CG, Alborn HT, Teal PEA, Tumlinson JH, 2003. Rapid biosynthesis of *N*-linolenoyl-*L*-glutamine, an elicitor of plant volatiles, by embrane-associated enzyme (s) in *Manduca sexta*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100: 7 027 – 7 032.

Landolt PJ, Tumlinson JH, Alborn DH, 1999. Attraction of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) to damaged and chemically induced potato plants. *Environ. Entomol.*, 28 (6): 973 – 978.

Li X, Liu SS, 2002. The role of plant volatiles and oviposition experience in the foraging behaviour of *Diadegma semiclausum* (Hym.: Ichneumonidae). *Journal of Zhejiang University* (*Agric. & Life Sci.*), 28 (3): 293 – 297. [李欣，刘树生，2002. 植物挥发物及寄生经历在半闭弯尾姬蜂寄主搜索行为中的作用. 浙江大学学报(农业与生命科学版)，28 (3): 293 – 297]

Liu YJ, Zhao XD, Shen JL, Gao CF, Zhou XM, Jia BT, 2004. Resistance monitoring of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), field population from Tai'an suburb area to several often used insecticides. *Entomological Journal of East China*, 13 (2): 72 – 75. [刘永杰，赵旭东，沈晋良，高聪芬，周晓梅，贾变桃，2004. 甜菜夜蛾泰安郊区田间种群对杀虫剂的抗药性水平监测. 华东昆虫学报，13(2): 72 – 75]

Lou YG, 1999. Role of Infochemicals in the Host Selection Behaviour of Parasitoid, *Anagrus nilaparvatae* Pang *et* Wang. PhD Dissertation, Zhejiang University. [娄永根，1999. 信息化合物在稻虱缨小蜂寄主选择行为中的作用. 浙江大学博士学位论文]

Loughrin JH，Manukian A，Heath RR，Turlings TCL，Tumlinson JH，1994. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore injured cotton plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*，91：11 836 – 11 840.

Loughrin JH，Manukian A，Heath RR，Tumlinson JH，1995a. Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *J. Chem. Ecol.*，21：1 217 – 1 227.

Loughrin JH，Potter DA，Hamilton-Kemp TR，1995b. Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for the Japanese beetle（*Popillia japonica* Newmen）. *J. Chem. Ecol.*，21(10)：1 457 – 1 467.

Luo LZ，Cao YZ，Jiang XF，2000. The study on occurrence characteristics and trend of beet armyworm. *Plant Protection*，26(3)：37 – 39.［**罗礼智，曹雅忠，江幸福，2000. 甜菜夜蛾发生危害特点及其趋势分析. 植物保护，26(3)：37 – 39**］

Ma J，Bai LY，Chen YN，2000. The ecological characteristic of beet armyworm. *Acta Phytophylacica Sinica*，27(3)：215 – 220.［**马骏，柏连阳，陈永年，2000. 甜菜夜蛾生态学特性研究. 植物保护学报，27(3)：215 – 220**］

Meyer A，Miersch O，Buttner C，Dathe W，Sembdner G，1984. Occurance of the plant growth regulator jasmonic acid in plants. *J. Plant Growth Regul.*，3：1 – 8.

Mueller MJ，1997. Enzymes involved in jasmonic acid biosynthesis. *Physiol. Plant*，100：653 – 663.

Orozco-Cardenas M，Ryan CA，1999. Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*，96：6 553 – 6 557.

Orr GL，Strickland JA，Walsh TA，1994. Inhibition of *Diabrotica* larval growth by a multicystatin from potato tubers. *J. Insect Physiol.*，40(10)：893 – 900.

Ortego F，Novillo C，Sanchez-Serrano JJ，Castanera P，2001. Physiological response of Colorado potato beetle and beet armyworm larvae to depletion of wound-inducible proteinase inhibitors in transgenic potato plants. *J. Insect Physiol.*，47：1 291 – 1 300.

Parè PW，Tumlinson JH，1997. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*，385：30 – 31.

Parè PW，Tumlinson JH，1998. Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytochemistry*，47：521 – 526.

Parè PW，Tumlinson JH，1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol.*，121(2)：325 – 331.

Pohnert G，Jung V，Haukioja E，Lempa K，Boland W，1999. New fatty acid amides from egurgitant of lepidopteran（Noctuidae，Geometridae）caterpillars. *Tetrahedron*，55：11 275 – 11 280.

Rodrigiez-saona C，Crafts-brandner S，Parè PW，Henneberry TJ，2001. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *J. Chem. Ecol.*，27：679 – 695.

Röse USR，Manukian A，Heath RR，Tumlinson JH，1996. Volatile semichemicals released from undamaged cotton leaves-a systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiol.*，111：487 – 495.

Röse USR，Lewis WJ，Tumlinson JH，1998. Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist parasitic wasps. *J. Chem. Ecol.*，24：303 – 319.

Ruberson JR，Herzog GA，Lambert WR，Lewis WJ，1994. Management of the beet armyworm in cotton：Role of natural enemies. *Fla. Entomol.*，77：440 – 453.

Ryan CA，1990. Protease inhibitors in plant：Genes for improving defenses against insects and pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*，28：425 – 449.

Ryan CA，Pearce G，1998. Systemin a polypeptide signal for plant defensive genes. *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.*，14：1 – 17.

Schmelz EA，Alborn HT，Tumlinson JH，2001. The influence of intact-plant and excised-leaf bioassay designs on volicitin and jasmonic acid-induced sesquiterpene volatile release in *Zea mays*. *Planta*，214：171 – 179.

Schmelz EA，Alborn HT，Tumlinson JH，2003. Synergistic interactions between volicitin，jasmonic acid and ethylene mediate insect-induced volatile emission in *Zea mays*. *Physiol. Plant*，117：403 – 412.

Soteres KM，Berberet RC，McNew RW，1984. Parasitic insects associated with lepidopterous herbivores on alfalfa in Oklahoma. *Environ. Entomol.*，13：787 – 793.

Spiteller D，Boland W，2003. N-(17-Acyloxy-acyl)-glutamines：Novel surfactants from oral secretions of lepidopteran larvae. *J. Org. Chem.*，68：8 743 – 8 749.

Spiteller D，Dettner K，Boland W，2000. Gut bacteria may be involved in interactions between plants，herbivores and their predators：Microbial biosynthesis of N-acylglutamine surfactants as elicitors of plant volatiles. *Biological Chemistry*，381：755 – 762.

Steinberg S，Dicke M，Vet LEM，1993. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia*（= *Apanteles*）*glomerata*. *J. Chem. Ecol.*，19：47 – 59.

Takabayashi J，Takahashi S，Dicke M，Posthumus MA，1995. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.*，21：273 – 287.

Terra WR，Ferreira C，1994. Insect digestive enzymes：Properties，compartmentalization and function. *Comp. Biochem. Physiol.*，109B(1)：1 – 62.

Thaler JS，Stout MJ，Karban R，Duffey SS，1996. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants（*Lycospersi conesculentum*）in the laboratory and field. *J. Chem. Ecol.*，22：1 767 – 1 782.

Thaler JS，1999. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores. *Nature*，399：686 – 689.

Thaler JS，Farag MA，Parè PW，Dicke M，2002. Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defences against herbivores. *Ecol. Lett.*，5：764 – 774.

Truitt CL，Wei HX，Parè PW，2004. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. *Plant Cell*，16：523 – 532.

Turlings TCJ，Tumlinson JH，Lewis WJ，1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host seeking parasitic wasps. *Science*，250(1)：1 251 – 1 253.

Turlings TCJ，Tumlinson JH，Heath RR，Proveaux AT，Doolittle RE，

1991a. Isolation and identification of alleochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Gresson), to the micro-habit of one of its host. *J. Chem. Ecol.*, 17:2 235 – 2 251.

Turlings TCJ, Tumlinson JH, 1991b. Do parasitoids use herbivore-induced plant chemical defenses to locate hosts? *Fla. Entomol.*, 74 (1) :42 – 50.

Turlings TCJ, Tumlinson JH, 1992. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89:8 399 – 8 402.

Turlings TCJ, Wöckers FL, Vet LEM, Lewis WJ, Tumlinson JH, 1993a. Learning of host finding cues by hymenopterous parasitoids. In: Papaj DR, Lewis AC eds. Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives. New York: Chapman and Hall. 51 – 78.

Turlings TCJ, McCall PJ, Albron HT, 1993b. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. *J. Chem. Ecol.*, 19:411 – 425.

Turlings TCJ, Loughrin JH, McCall PJ, Röse USR, Lewis WJ, Tumlinson JH, 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92:4 169 – 4 174.

Turlings TCJ, Lengwiler UB, Bernasconi ML, Wechsler D, 1998. Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta*, 207:146 – 152.

Turlings TC, Fritzsche ME, 1999. Attraction of parasitic wasps by caterpillar-damaged plants. *Novartis Found. Symp.*, 223:21 – 32.

Turlings TCJ, Alborn HT, Loughrin JH, Tumlinson JH, 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in the oral secretion of *Spodoptera exigua*: its isolation and bio-activity. *J. Chem. Ecol.*, 26:189 – 202.

Vet LEM, Dicke M, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*, 37:141 – 172.

Visser JH, 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 31:121 – 144.

Walling LL, 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regul.*, 19:195 – 216.

Yan SC, Zhang DD, Chi DF, 2003. Advances of studies on the effects of plant volatiles on insect behavior. *Journal of Applied Ecology*, 14 (2): 310 – 313. [严善春,张丹丹,迟德富,2003. 植物挥发性物质对昆虫作用的研究进展. 应用生态学报,14 (2):310 – 313]

Zhang Y, Yan FS, 1998. Herbivore-induced volatiles and their roles in plant defence. *Acta Entomol. Sin.*, 41(2):204 – 213. [张瑛,严福顺,1998. 虫害诱导的植物挥发性次生物质及其在植物防御中的作用. 昆虫学报,41(2):204 – 213]

Zhao Y, Botella MA, Subramaian L, Niu X, Nielsen SS, Bressan RA, Hasegawa PM, 1996. Two wound inducible soybean cysteine proteinases inhibitors have great insect digestive proteinase inhibitory activities than a constitutive homolog. *Plant Physiology*, 111(4):1 299 – 1 306.

(责任编辑:黄玲巧)